



Available online at www.sciencedirect.com

SCIENCE @ DIRECT®

Annales de Paléontologie 89 (2003) 223–252

ANNALES
DE
PALÉONTOLOGIE

www.elsevier.com/locate/annpal

Article original

Invertébrés remarquables du Callovien inférieur de la Voulte-sur-Rhône (Ardèche, France)

Remarkable Invertebrates from the Lower Callovian of la Voulte-sur-Rhône (Ardèche, France)

Jean-Claude Fischer

Laboratoire de paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 8, rue Buffon, 75005 Paris, France

Reçu le 23 juin 2003 ; accepté le 20 septembre 2003

Résumé

Quatre campagnes de fouilles, exécutées de 1983 à 1986, ont apporté une foison d'observations entièrement nouvelles sur ce site paléontologique remarquable, qui était resté jusqu'alors durablement délaissé et pour l'essentiel inexploré. La présente communication a pour but d'en présenter une synthèse. Les quelque 12 m d'épaisseur stratigraphique fouillés ont permis de préciser la succession des faciès sur la quasi-totalité des horizons conservés, avec leurs faunes correspondantes. Ces observations révèlent une forte homogénéité d'ensemble, à la fois dans les caractères lithologiques, taphonomiques et paléobiologiques, ce qui traduit une assez forte constance des conditions globales d'environnement. Les lithofaciès sont des marnes schisteuses révélatrices d'anciens paléosubstrats meubles, à forte dominante argileuse (60 à 70 % de montmorillonite et moins de 30 à 40 % de carbonate de calcium, sidérite et limonite). Les peuplements sont composés presque exclusivement d'organismes pélagiques, nectopélagiques ou mésopélagiques (nageant en pleine eau ou inféodés à des milieux algaires libres) ; ils ne comprennent que très peu d'organismes benthiques. Les conditions d'environnement, franchement marines, devaient correspondre à une tranche d'eau d'environ 200 m ; les tranches d'eau supérieures et moyennes, où vivaient la plupart des organismes, devaient être normalement agitées, oxygénées et éclairées ; à l'inverse, les fonds devaient être extrêmement calmes et très peu oxygénés, en zone aphotique, ce qui a été favorable à la minéralisation des tissus mous.

© 2003 Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Abstract

Remarkable Invertebrates from the Lower Callovian of la Voulte-sur-Rhône (Ardèche, France). The four-excavating field expeditions from 1983 to 1986 led to collect a considerable amount of new data from this exceptional paleontological site, which was neglected, and unexplored

© 2003 Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS. Tous droits réservés.

doi:10.1016/j.annpal.2003.09.001

for the essential, until now. This paper presents a synthesis of the main available results. For the first time, the succession of the lithofacies is precised from all preserved deposits thick about 12 m. These observations reveal, on the whole, a great homogeneity of lithologic, paleobiologic or taphonomic characteristics, which denote a rather great constancy of the global environmental conditions. The lithofacies are schistous marls revealing former uncemented paleosubstrates, with clay very dominating (montmorillonite for 60–70%, calcium carbonate, siderite and limonite for less than 30% or 40%). The faunas are nearly exclusively composed of pelagic, nectopelagic or mesopelagic organisms (swimming in full water or dependent on free algal environments); they include very few benthic organisms. The marine water depth in this area would be estimated to have reached roughly 200 m. The surface and middle water strata, where lived the major part of organisms, must have been usually agitated, well oxygenated and illuminated. At the opposite side, the bottom water must have been very quiet and anoxic, in aphotic zona, which is responsible for the soft tissue mineralisation.

© 2003 Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Mots clés : France ; Invertébrés ; Jurassique ; Paléoenvironnement ; Stratigraphie

Keywords: France; Invertebrates; Jurassic; Palaeoenvironment; Stratigraphy

1. Introduction

Sur le territoire de la Voulte-sur-Rhône, le long du ruisseau de Gramade encore appelé « Ravin des mines », au lieu dit la Boissine, subsistent les traces d'une ancienne exploitation minière d'où fut extrait, entre la fin du XVIII^e siècle et les dernières décennies du XIX^e, un minerai exceptionnellement riche en fer : une exploitation fort importante, qui pouvait fournir annuellement jusqu'à 40 000 tonnes de minerai (Fournet, 1843 ; Ledoux, 1868).

Tel qu'il se présentait initialement, le gisement était constitué par une vaste lentille sédimentaire de plus d'un kilomètre de longueur, 240 mètres de largeur et 40 à 50 mètres de plus grande épaisseur, adossée à un plan de faille, celui-ci incliné à 70° et formant partiellement la rive nord du ruisseau de Gramade. Cette lentille était constituée d'une succession de bancs rougeâtres ou jaunâtres plus ou moins riches en fer, pour la plupart épais de 20 à 50 centimètres. D'après les observations publiées par Ebray (1864), le dépôt du minerai de fer oolitique se serait constitué pendant presque toute la durée du Callovien (Fig. 1).

Ce gisement de fer s'est révélé en outre remarquable par la qualité des fossiles qu'on y trouvait, notamment dans les niveaux à nodules et dans les bancs argileux sur lesquels il reposait ou qui s'y intercalaient : des fossiles aux particularités exceptionnelles, car ayant généralement conservé la trace minéralisée de leurs tissus mous. Très appréciés des carriers qui en tiraient profit en les vendant à des amateurs, ces fossiles (essentiellement des céphalopodes et des crustacés inclus dans les nodules) ont été pour la plupart dispersés et perdus. Seule une infime partie d'entre eux, réunie par les soins de Dumortier, et al., est venue assez tardivement, dans les années 1890, enrichir les collections paléontologiques des universités de Lyon et de Grenoble. C'est à Van Straelen et surtout à F. Roman que l'on doit d'avoir, par des publications parues seulement dans les années 1920, fait connaître l'exceptionnel intérêt paléontologique de ce gisement.

Seuls quelques auteurs s'y intéressèrent ensuite, à partir de 1960, sur des points particuliers d'ordre paléontologique ou stratigraphique, dont Elmi (1967) qui, en précisa définitivement l'âge, par datation relative et essentiellement au moyen des ammonites qui y avaient

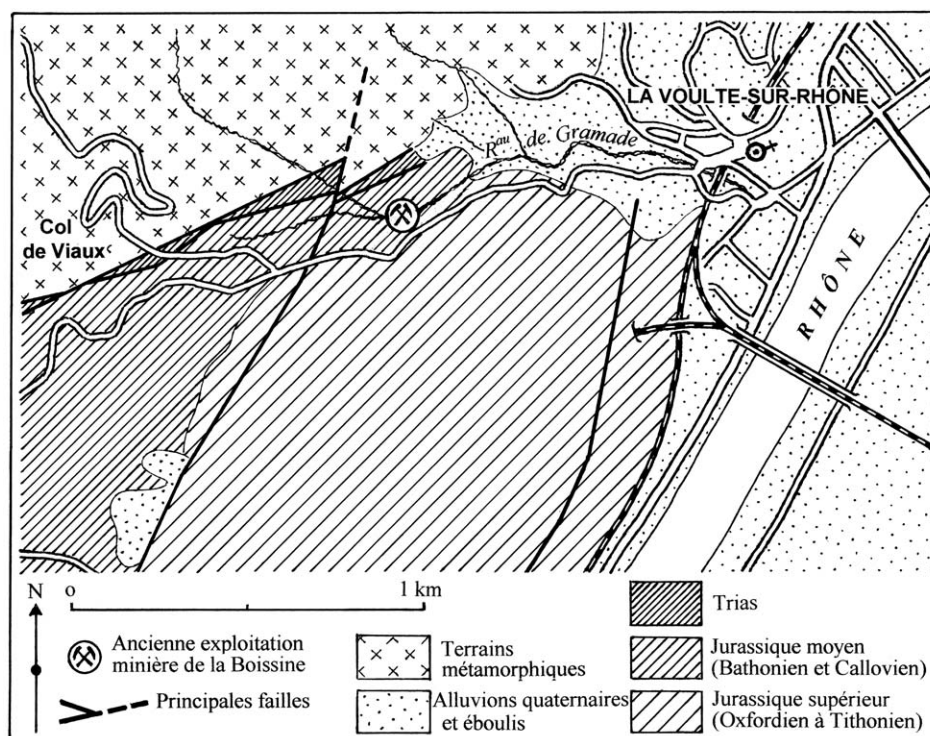


Fig. 1. Situation géologique de l'ancienne exploitation minière de la Boissine.

Fig. 1. Geological situation of the former mining area of la Boissine.

été recensées du temps de l'exploitation minière : les premières assises du dépôt de fer et les marnes argileuses qui s'y intercalaient ou qui l'encadraient ont ainsi pu être attribuées, avec assez de certitude, à la zone à *Gracilis* (sous-zone à *Koenigi*) du Callovien inférieur.

Puis il ne fut plus question ou presque de ce gisement réputé épuisé, les quelques affleurements qui pouvaient y subsister se trouvant depuis longtemps envahis d'éboulis et de végétation.

Or, un jeune chercheur de la région passionné de paléontologie, Bernard Riou, ayant entrepris de fouiller les rares lambeaux sédimentaires encore accessibles dans le site, y fit en 1980 d'intéressantes découvertes qu'il soumit aux spécialistes du Muséum national d'Histoire naturelle : les quelques dépôts argileux qui subsistaient sous les éboulis contenaient en fait les mêmes espèces de fossiles que les niveaux noduleux et argileux autrefois intercalés dans les premières assises du minerai de fer, celui-ci totalement épuisé par l'ancienne exploitation minière. Il devenait dès lors possible d'envisager une opération de fouilles, dont le bilan scientifique est ici présenté.

2. Les campagnes de fouilles (1983–1986)

Les lambeaux résiduels d'affleurements du Callovien inférieur susceptibles d'être fouillés le long du ruisseau de Gramade étaient au nombre de quatre, désignés par les lettres

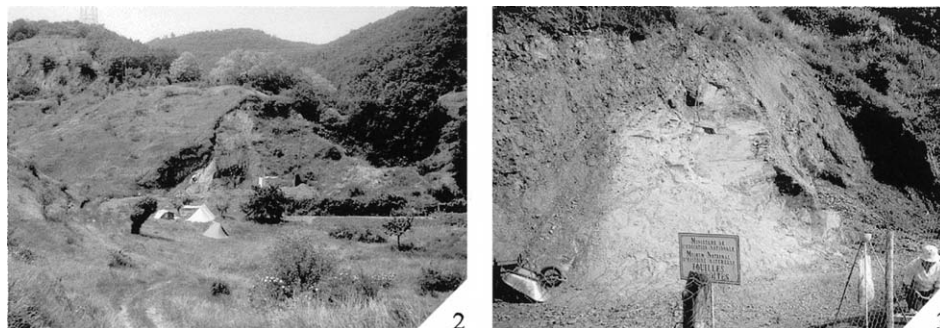


Fig. 2 et 3. Vue du ravin de Gramade prise depuis son flanc sud et correspondant à la partie occidentale de l'ancienne exploitation minière de la Boissine. La partie dévégétalisée visible au centre de la photo correspond au site A, choisi et préparé en vue de la campagne de fouille. Le site B se voit un peu plus à droite, au-dessus d'une petite surface mise en culture (Fig. 2). Vue rapprochée d'une partie du site A en juillet 1983, après déblaiement des éboulis au moyen d'une pelleuse et pose du grillage de protection (Fig. 3).

Figs. 2 and 3. View of the Ravin de Gramade from its southern side and corresponding to the western part of the former mining area of la Boissine. The displanted area at the center of this sight corresponds to the site A, choosed and prepared for digging. The site B is visible a little more on the right, above a small-cultivated area (Fig. 2). Closely view of a part of the site A in July 1983, after the screes were cleared away by a mechanical shovel and the protective grating was seted up (Fig. 3).

A à D. C'est le plus occidental, le site A, qui a été choisi en raison à la fois de son épaisseur, de sa relative extension et de son accessibilité.

Les sites B, C et D, qui se succèdent sur 150 m vers l'est, en recoupant pour partie la même succession sédimentaire, sont en effet nettement plus restreints et auraient été beaucoup plus difficiles à exploiter. Ils ont cependant été en partie fouillés eux aussi, notamment par Bernard Riou qui a pu en extraire quelques pièces très remarquables ; mais leur situation à mi-pente, en pleine zone d'éboulis, et leur moindre épaisseur stratigraphique n'auraient pu permettre un échantillonnage aussi méthodique et étendu que celui réalisé sur le site A (Figs. 2 et 3).

La première opération, une fois arrêté le choix du site, a été de mettre le périmètre de fouille, environ 600 m², sous protection en l'entourant d'un fort grillage, avec panneau d'interdiction de pénétrer afin d'en dissuader l'accès.

Les fouilles, commencées en juillet 1983, se sont échelonnées jusqu'en 1986, soit durant la période estivale de quatre années consécutives. Elles ont été réalisées avec le concours du CNRS, sous l'égide du Laboratoire de paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle (Figs. 4 et 5).

Une aide précieuse nous a été apportée par M. Edmond Ribet, actuel propriétaire des lieux maintenant reconvertis en verger, avec quelques cultures vivrières dans ses zones les plus planes : non seulement il a très chaleureusement accueilli notre projet de fouilles, mais il nous a assuré de son concours pour l'acheminement du matériel nécessaire à notre travail ; dix personnes ont en outre participé à ces fouilles : en plus de Bernard Riou et de l'auteur de ces lignes, six membres du laboratoire de Paléontologie du Muséum, dont deux spécialistes (Sylvie Secrétan et Sylvie Wenz) et quatre techniciens (Hervé Barrat, Jean-Michel Barrat, Didier Molin et Philippe Richir), plus deux membres de la Société amicale des géologues amateurs (Christine da Boa Vista et Suzanne Zuschmitt).



Fig. 4 et 5. Premiers coups de pioche en juillet 1983 (Fig. 4) et état d'avancement des fouilles en juin 1985 (Fig. 5). Le fort pendage des couches (58 % en moyenne) et les difficultés du débitage, à la barre à mine, ont rendu nécessaire l'usage du harnais afin de sécuriser le travail des fouilleurs.

Figs. 4 and 5. Beginning of the digging in July 1983 (Fig. 4) and state of progress in June 1985 (Fig. 5). The steep angle of dip of the layers (58% on an average) and the difficulties of the cutting up, with miner's pick, have required the use of harnesses for the safety of the diggers.

Les marnes schisteuses du Callovien inférieur de la Voulte-sur-Rhône ont une teneur très forte en argiles, de l'ordre de 60 à 70 %. Or, sous l'effet des eaux de pluie et de ruissellement, ces argiles gonflent en fractionnant tous les fossiles qui s'y trouvent inclus. Le gel, ensuite, délite très rapidement ces marnes en fines plaquettes qui glissent le long des pentes en formant une épaisse couverture d'éboulis instables. Il fallait donc tout d'abord dégager ces éboulis au moyen d'une pelleteuse pour pouvoir atteindre la roche fossilifère intacte ; et chaque hiver apportant son lot de nouveaux délitages et donc de nouveaux éboulis, cette opération de déblaiement préalable a dû être répétée à chaque printemps avant la reprise des fouilles.

Une fois le site dégagé de ses éboulis, des repères à la fois planimétriques et altimétriques ont été placés de manière à pouvoir constamment, d'une année à l'autre et à chaque étape de l'abattage, retrouver les bases d'un quadrillage virtuel servant de cadre pour le suivi du travail (Figs. 6 et 7).

Les difficultés de ces fouilles ont tenu à trois causes principales. D'une part à l'étonnante dureté de la roche, bien qu'il s'agisse de marnes schisteuses, mais tellement compactes

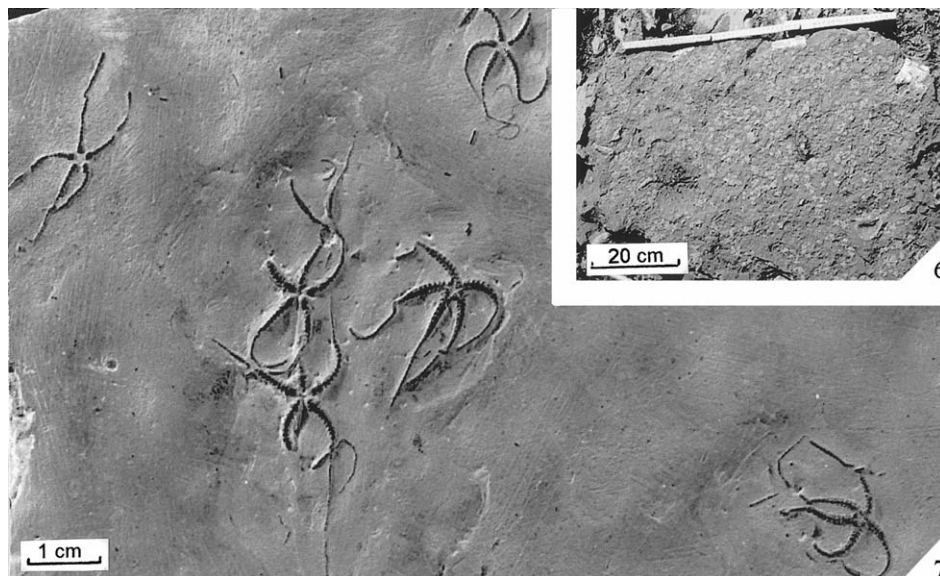


Fig. 6 et 7. Surface d'une dalle à ophiurides venant d'être débitée (Fig. 6) et portion de dalle après préparation en laboratoire (Fig. 7, photo de D. Serrette, laboratoire de Paléontologie, MNHN, Paris)

Figs. 6 and 7. Surface of a just cut up flagstone with ophiurids (Fig. 6) and portion of flagstone after preparation in laboratory (Fig. 7).

qu'il était impossible d'en débiter des dalles autrement qu'en les attaquant à la barre à mine pour pouvoir ensuite les extraire. D'autre part au fort pendage des couches, sur la surface desquelles il était pratiquement impossible de rester en équilibre tout en forçant sur les outils. La règle, en effet, a toujours été de travailler en suivant la succession des bancs, donc en les exploitant les uns après les autres, du haut vers le bas et en respectant à chaque fois le suivi de leur pendage, celui-ci de 58 % en moyenne, soit 30°. La troisième difficulté majeure a été le manque de dégagement au fur et à mesure que la fouille s'encaissait en s'approfondissant, ceci faute d'avoir pu abattre assez largement les parois rocheuses latérales (Fig. 8).

Malgré ces difficultés, l'abattage a pu être mené à bien sur les huit mètres de hauteur accessibles à l'affleurement, ce qui représente en réalité, du fait du fort pendage des couches et des rejets de failles, près de douze mètres d'épaisseur stratigraphique (Fig. 9).

L'abattage a consisté à extraire des dalles d'au moins 40 à 60 cm² sur 5 à 20 cm d'épaisseur et, après les avoir stabilisées, de les cliver au burin large en profitant au mieux des litages, donc aussi finement que possible, afin de pouvoir en retirer le maximum d'observations.

Chaque litage constituant un paléosubstrat, on peut estimer à environ 1200 m² le total des surfaces ainsi examinées au cours de ces quatre campagnes de fouille.

Tous les restes fossilisés ont été notés niveau par niveau et la plupart ont été ensuite préparés par les soins de Bernard Riou.



Fig. 8. Surface d'une dalle avec nodules intraformationnels d'environ 7 cm de diamètre. Ces nodules, une fois clivés, se sont révélés non fossilifères ; mais, bien que nettement moins volumineux, ils sont de même nature argilo-calcaire que ceux qui, notamment du temps de l'extraction minière, ont livré les plus beaux spécimens de céphalopodes teuthoïdes et de crustacés décapodes dont quelques-uns subsistent dans les collections des universités de Lyon et de Grenoble. Les plus gros de ces nodules peuvent atteindre une trentaine de centimètres de diamètre. Ils sont dus à une accretion concentrique de particules sédimentaires autour d'un amas de matière organique, celle-ci ayant pu être simultanément dégradée ou au contraire, dans certains cas favorables, conservée par minéralisation différentielle des tissus mous et des parties résistantes (cas concernant plus particulièrement des céphalopodes, crustacés et poissons).

Fig. 8. Surface of a flagstone with intraformational nodules of about 7 cm diameter. These nodules, when splitted, are not fossiliferous; but, although sharply less voluminous, they are of the same argilo-calcaire sediment that the one which, notably during the mining extraction, contained the best specimens of teuthid cephalopods and decapod crustaceans, some of them being still present in the collections of the university of Lyon and Grenoble. The biggest nodules can reach about thirty centimeters in diameter. They are made of a concentric accretion of sedimentary particles around a mass of organic matter, which eventually decayed simultaneously or, on the contrary, exceptionally preserved by differential mineralisation of soft tissues and hard organs (cases concerning more especially cephalopods, crustaceans and fishes).

3. Données stratigraphiques

La série sédimentaire étudiée s'est révélée dépourvue de repères lithologiques ou paléobiologiques nettement marqués, étant constituée d'une succession de niveaux argileux aux caractères apparemment peu différenciés.

Un relevé stratigraphique général avec échantillonnage a tout d'abord été ébauché ; mais ce n'est que progressivement, et grâce au suivi rigoureux des observations, qu'a pu être établie une coupe détaillée du site, dont le schéma est représenté à la Fig. 9. Le descriptif sommaire de cette coupe est donné ci-après de haut en bas et donc en commençant par les niveaux les plus récents, qui ont été les premiers débités puisque la fouille a consisté à descendre dans la série sédimentaire, couche après couche, surface de banc après surface de banc.

Niveau **j** (100 cm visibles). Marnes grises feuilletées altérées, peu fossilifères (quelques *Bositra* et *Ophiopinna*, avec restes mal conservés de petits crustacés et de teuthoïdes).

Niveau **i** (30 à 50 cm). Lits de marne rougeâtre très dure à nodules fendillés et rares fossiles très oxydés (même faune qu'en **j**).

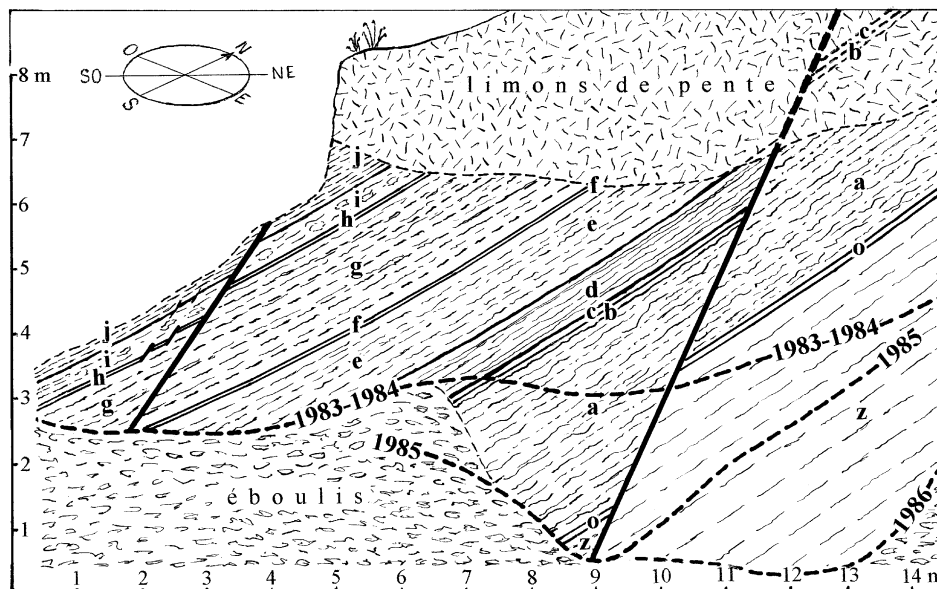


Fig. 9. Coupe stratigraphique du site A, relevée au fur et à mesure de l'approfondissement de la fouille (limites basses indiquées pour la fin de chaque campagne). Les couches plongent plein sud suivant un pendage dégressif de 65 à 52 % (elles sont donc plus inclinées que ne le laisse apparaître cette coupe, dont le front de taille est orienté NE–SO). Le niveau « O » (niveau de référence) est le niveau principal à *Ophiopinna elegans*. Le détail de cette coupe est donné ci-contre.

Fig. 9. Stratigraphic section of the site A, made up in proportion as the deepening of the digging (the low limits drawn indicate the end of every campaign). The layers slope full south following a 65 to 52° angle of dip (they are then more inclined than they appear in this section, which is oriented NE–SW). The level “O” is the main level with *Ophiopinna elegans*. The details of this section are here given.

Niveau **h** (1 à 5 cm). Intercalation argilo–gréseuse gris–noire à nombreux nodules alignés et rostrés d'*Hibolites* ; les nodules ont révélé au clivage quelques restes d'origine organique.

Niveau **g** (180 cm). Marnes gris–bleues à alternances rougeâtres (oxydation), avec quelques gros nodules jaune–rougeâtres non alignés et faune abondante. Ce niveau de marnes gris–bleues se subdivise ainsi :

- **g–9** (30 à 40 cm). Banc compact à céphalopodes (ammonoïdes comprimés d'opeliidés, assez nombreux aptychus, rostrés de bélemnoides du genre *Hibolites* et petits teuthoïdes), crustacés thylacocéphales abondants et nombreux crustacés décapodes (pénéidés, urodellidés, erymidés, coleiidés, eryonidés et néphrotidés), astérides du genre *Solaster* ; à mi-épaisseur se trouve une passée à nodules plats en place et *Ophiopinna* très abondantes ;
- **g–8** (22 cm). Banc compact à nodules discoïdes *in situ* et faune moins abondante qu'en **g–9** : quelques *Bositra*, des aptychus isolés, un spécimen de *Proplanulites koenigi*, de rares bélemnoides (genre *Hibolites*) et teuthoïdes (deux gladius de *Teudopsis* et d'autres teuthoïdes à tissus mous minéralisés), quelques crustacés thylacocéphales, des crustacés décapodes (pénéidés, eryonidés et coleiidés), quelques *Ophiopinna*, une comatule, quelques restes d'élasmobranches (sélaciens) et d'actinoptérygiens, un

fragment d'os de reptile. À 3 cm du toit de ce gros banc se trouve un horizon à pycnogonides ;

- **g-7** (24 cm). Banc compact à nodules discoïdes *in situ* et même faune peu abondante : *Bositra*, quelques crustacés thylacocéphales, rares pycnogonides, *Ophiopinna*, traces d'élasmobranches (sélaciens) en empreintes, restes d'actinoptérygiens et de crossoptérygiens ;
- **g-6** (4 cm). Lit dépourvu de fossiles ;
- **g-5** (22 cm). Banc compact avec nodules discoïdes *in situ* et faune très abondante : *Bositra*, *Plagiostoma*, ammonoïdes comprimés d'opéliidés et aptychus, nombreux crustacés thylacocéphales (genre *Dollocaris*), mysidacés et décapodes (pénéidés et erylidés), *Ophiopinna*, reste d'échinide régulier avec radioles, annélides de la famille des aphroditidés ;
- **g-4** (22 cm). Banc compact très peu fossilifère : quelques *Bositra*, crustacés thylacocéphales et *Ophiopinna* ;
- **g-3** (22 cm). Banc compact très peu fossilifère : quelques *Bositra*, pycnogonides, traces de crustacés et *Ophiopinna* ;
- **g-2** (13 cm). Banc dur à rares traces fossiles. À mi-hauteur, lit à aptychus, crustacés (dont des thylacocéphales), *Ophiopinna*. À la base, croûte jaunâtre très dure et cassante à *Ophiopinna* ;
- **g-1** (15 cm). Banc dur avec quelques traces fossiles : *Bositra*, ammonoïdes (aptychus isolés et rares *Parapatoceras*), teuthoïdes (dont un gros *Teudopsis*), crustacés thylacocéphales et décapodes, *Ophiopinna*, restes d'élasmobranches (sélaciens) en empreintes.

Niveau **f** (1 à 2 cm). Niveau à *Ophiopinna*.

Niveau **e** (100 cm). Marnes grises litées en bancs de 10 à 20 cm d'épaisseur, sans nodules et à faune homogène, relativement abondante vers le haut, s'appauvrissant vers le bas : annélides, *Bositra*, céphalopodes (ammonoïdes de petite taille dont des opéliidés, des aptychus et de rares *Parapatoceras*, teuthoïde du genre *Rhomboteuthis*), crustacés thylacocéphales et décapodes, actinoptérygiens et un spécimen incomplet de crossoptérygien probable.

Niveau **d** (10 cm). Banc dur non délitable et azoïque surmontant un lit charbonneux rougeâtre à *Parapatoceras* et rostrés d'*Hibolites*.

Niveau **c** – 50 cm. Marnes résistantes en lits de 1 à 5 cm d'épaisseur, sans nodules, à faune peu abondante.

Niveau **b** (1 à 5 cm). Couche noirâtre sapropélique sur laquelle reposent de nombreux rostrés d'*Hibolites*.

Niveau **a** (290 cm). Marnes grises à stratification irrégulière, sans nodules mais avec intercalations de lits ou passées oxydées. De rares *Parapatoceras* dans la partie supérieure. À 155 cm du toit, couche ferrugineuse de 4 cm d'épaisseur. La faune, assez pauvre dans la moitié supérieure, devient plus abondante vers le bas : annélides, rares rhynchonellidés, *Bositra*, quelques *Plagiostoma*, céphalopodes (ammonites de la famille des opéliidés avec aptychus et *Parapatoceras*, bélemnites du genre *Hibolites*, teuthoïdes et nombreux vampyromorphes), pycnogonides, crustacés thylacocéphales et décapodes assez abondants, astéride du genre *Solaster*, *Ophiopinna*, restes d'échinides réguliers avec radioles, restes de sélaciens. À ce niveau se trouvent aussi quelques traces de foussement, sous la

forme de terriers linéaires subhorizontaux de 1 à 1,5 mm de diamètre, à parois oxydées et remplis par un sédiment un peu plus clair que la gangue encaissante.

Niveau **o** (niveau de référence) (1 à 6 cm). Niveau principal à *Ophiopinna*.

Niveau **z** (380 cm visibles). Marnes grises irrégulièrement litées, intercalées de lits ou passées oxydées, difficile à cliver, sans nodules et assez peu fossilifères : rares *Bositra*, ammonoïdes et aptychus, teuthoïdes, vampyromorphes, petits crustacés, *Ophiopinna*, étroits terriers subhorizontaux comme dans le niveau **a**. À 60 cm du toit, petit niveau dur de 4 cm d'épaisseur à fentes de dessiccation. À 350 cm du toit, mince lit noir sapropélique.

(350 cm de lacune de visibilité entre le site A ci-dessus et le site B ci-dessous [épaisseur calculée géométriquement, en tenant compte du pendage]).

450 cm visibles. Marnes grises litées à petits crustacés (mysidacés), rares *Bositra* et quelques restes d'actinoptérygiens, avec de petits nodules et des intercalations silico-ferrugineuses très dures qui disparaissent progressivement vers le bas.

BATHONIEN : calcaire argileux beige à *Plagiostoma subcardiiforme*.

4. Composition du peuplement

Quelques fossiles extraits plus ou moins anciennement du Callovien inférieur de la Voulte-sur-Rhône avaient pu donner lieu aux publications de Van Straelen (1922, 1923a, b) sur les crustacés, de Roman (1928) sur les teuthoïdes et les crustacés, de Bachmayer (1960) sur un nouveau crustacé, de Valette (1928), de Hess (1960) et de Dietl et Mundlos (1972) sur les ophiurides, de Kuhn-Schnyder (1960) sur la découverte d'un reste de reptile et de Jefferies et Minton (1965) sur les bivalves. Mais, pour intéressantes qu'elles aient été, ces publications ne donnaient qu'un aperçu très incomplet, et sans vue d'ensemble, d'un peuplement faunistique exceptionnel qui restait pour l'essentiel à découvrir.

Les récoltes paléontologiques effectuées entre 1983 et 1986 sont loin d'avoir été toutes étudiées en détail ; mais une bonne douzaine de communications scientifiques sont cependant déjà parues à la suite de ces campagnes, directement ou indirectement suscitées par elles et ici indiquées par ordre chronologique : celles de Fischer et Riou (1982a, b, 2002) sur les céphalopodes coléoïdes, de Secrétan (1983, 1985), Secrétan et Riou (1983, 1986), Rolfe (1985), Cariol et Riou (1991), Frölich et al. (1992) sur les crustacés, de Manni et al. (1985) sur les crinoïdes, de Wilby et al. (1996) sur les conditions de fossilisation. Il reste encore à faire connaître dans le détail les annélides, les pycnogonides pantopodes, quelques crustacés décapodes, une grande espèce d'astéride et un échinide, ce qui devrait faire l'objet de publications ultérieures.

Les fossiles du Callovien inférieur de la Voulte-sur-Rhône, en presque totalité d'origine marine, constituent un peuplement très particulier, relativement peu diversifié mais d'une composition totalement différente de celles qui caractérisent communément, dans le domaine marin, les sédiments de plateformes carbonatées. En voici la composition, accompagnée d'informations concernant le mode de vie probable des espèces.

4.1. La microflore

L'étude microscopique a permis de repérer quelques restes de spores (dont des spores de champignons d'origine continentale) et des débris de dinoflagellés (prophytes planctoniques).

4.2. La macroflore

Les peuplements d'algues souples, qui ont dû exister à l'origine, n'ont laissé, comme c'est presque toujours le cas, aucune trace organique de leur présence, et les végétaux d'origine continentale ne sont représentés dans le gisement que par de très rares fragments d'organes foliaires.

4.3. La microfaune

L'examen des prélèvements effectués n'a jusqu'ici permis de déceler que quelques traces de foraminifères : des rovaliines du genre *Epistomina*, genre qui compte parmi les plus anciens foraminifères planctoniques connus.

Hess (1960), avait antérieurement cité quelques autres foraminifères dans le Callovien inférieur de la Voulte-sur-Rhône : des textulariines (genres *Ammodiscus* et *Trochammina*), miliolines (genre *Ophthalmidium*) et rovalines (genre *Dentalina*), foraminifères tous réputés benthiques.

4.4. La macrofaune

Elle est largement dominante, tant en diversité qu'en nombre d'individus, et se répartit de manière très inégale entre les groupes suivants :

4.4.1. Annélides

Une vingtaine de spécimens d'Annélides avec parties molles minéralisées ont été trouvés, qui sont en cours d'étude par Anna Alessandrello. Ils appartiennent tous à des espèces nouvelles et à des genres jusqu'ici inconnus. Ce sont en grande majorité des polychètes (deux genres et espèces de la famille des aphroditidés, plus deux de la famille des arénicolidés) et des sipunculides (un genre et une espèce de la famille des sipunculidés). Les représentants actuels de ces familles d'organismes sont tous benthiques, détritivores ou ingénieurs de sédiments.

4.4.2. Brachiopodes

Les niveaux étudiés renferment quelques rhynchonellidés (espèce *Robustirhynchia tenuiformis*) et de très rares térébratulidés spécifiquement et même génériquement indéterminables, organismes ayant vécu à l'état libre sur le fond (cas des rhynchonellidés) ou fixés au moyen d'un pédoncule souple (cas des térébratulidés).

4.4.3. Mollusques bivalves

Ils sont essentiellement représentés par des populations extrêmement abondantes de *Bositra buchii*, petite espèce de la famille des posidoniidés qui s'est multipliée ici par vagues successives de millions d'individus, ceux-ci ayant tous chaque fois périés plus ou moins précocement à un même stade ontogénétique (Figs. 10–12). Cette espèce de bivalve, longtemps désignée sous les noms de *Posidonia alpina* ou *Posidonia ornati*, se trouve largement répandue en Europe occidentale depuis le Toarcien jusqu'à l'Oxfordien et durant tout le Jurassique moyen où elle peut atteindre, dans d'autres gisements, une taille presque

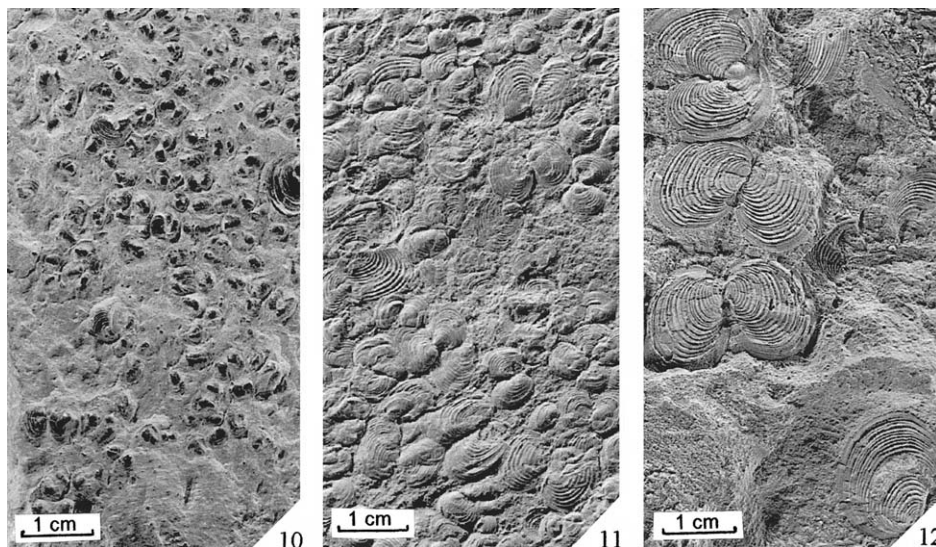


Fig. 10–12. Trois populations de *Bositra buchii* (Roemer, 1836) à des stades ontogéniques différents (échantillons n°LPMP-B.48358-1 à -3, photos de D. Serrette, Laboratoire de Paléontologie, MNHN, Paris). La Figure 12 représente l'un des stades de plus grande taille rencontré ici.

Figs. 10–12. Three populations of *Bositra buchii* (Roemer, 1836) at different ontogenetic stages (samples n° LPMP-B.48358-1 to -3, photos by D. Serrette, Laboratoire de Paléontologie, MNHN, Paris). The Figure 12 shows one of the largest ontogenetic phases that is here present.

deux fois plus grande. Les spécimens se présentent presque tous ici avec les valves fermées ou étalées mais restées en connexion, ce qui constitue un bon indicateur d'eaux extrêmement calmes. Ce petit bivalve n'était probablement pas benthique : ses caractères morpho-fonctionnels, analysés en détail par [Jefferies et Minton \(1965\)](#) sur un très grand nombre de populations, dénoteraient plutôt chez elle des aptitudes à un mode de vie nectoplanctonique, ou éventuellement suspendu selon [Conti et Cresta \(1982\)](#).

Il se trouve en plus, dans les mêmes niveaux, quelques spécimens de la famille des limidés (espèce *Plagiostoma strigillatum*), mesurant 4 à 5 cm de longueur, à coquille très fine et ornementation finement costulée, qui ont pu vivre soit libres (les actuels limidés peuvent être d'excellents nageurs), soit plus probablement fixés à divers supports algaires au moyen d'un byssus.

4.4.4. Mollusques gastropodes

Appartenant probablement à l'ordre des caenogastropodes mais spécifiquement et même génériquement indéterminables, ils sont extrêmement rares et de très petite taille.

4.4.5. Mollusques céphalopodes

Les ammonoïdes sont représentés par des coquilles de spirocératidés (espèce *Parapap-toceras distans*), d'oppéliidés (genres *Hecticoceras* et *Chanasia*, plus de nombreuses pièces isolées de *Lamellaptychus*), de périssphinctidés (espèce *Proplanulites koenigi* et genre *Choffatia*) et de tutilidés (genre *Bullatimorphites*).

Les bélemnitoïdes sont assez fréquents, surtout sous forme de rostre appartenant aux bélemnopséidae (espèce *Hibolites hastatus*). Le spécimen n° LPMP-B.3762 représenté à la Fig. 13 avait été initialement attribué à un teuthoïde de l'espèce *Gramadella piveteaui* (voir Fischer et Riou, 1982b), le rostre présent à sa partie postérieure étant alors supposé ne pas lui appartenir; mais un nouvel examen a permis d'établir que les bras sessiles, au nombre de huit, n'étaient pas pourvus de ventouses mais armés de crochets, qui devaient être initialement en chitine, et qu'il ne s'agissait donc pas d'un teuthoïde mais d'un bélemnitoïde, le rostre brisé et déjeté latéralement lui étant donc attribuable. Ceci s'est trouvé pleinement confirmé par l'étude d'un autre spécimen de même type, représenté à la

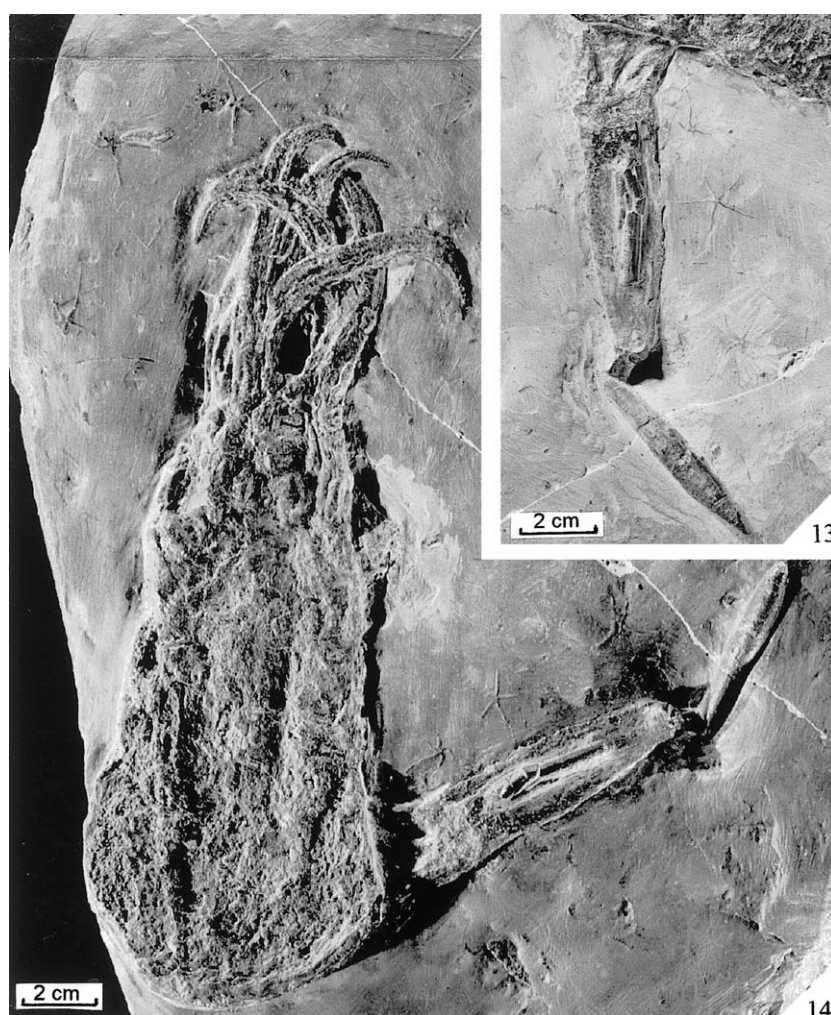


Fig. 13 et 14. Céphalopode bélemnitoïde de l'espèce *Hibolites hastatus* (Blainville, 1827) avec parties molles partiellement minéralisées (photos de D. Serrette, Laboratoire de Paléontologie, MNHN, Paris).

Figs. 13 and 14. *Hibolites hastatus* (Blainville, 1827) belemnite cephalopod with soft tissues partly mineralized (photos by D. Serrette, Laboratoire de Paléontologie, MNHN, Paris).

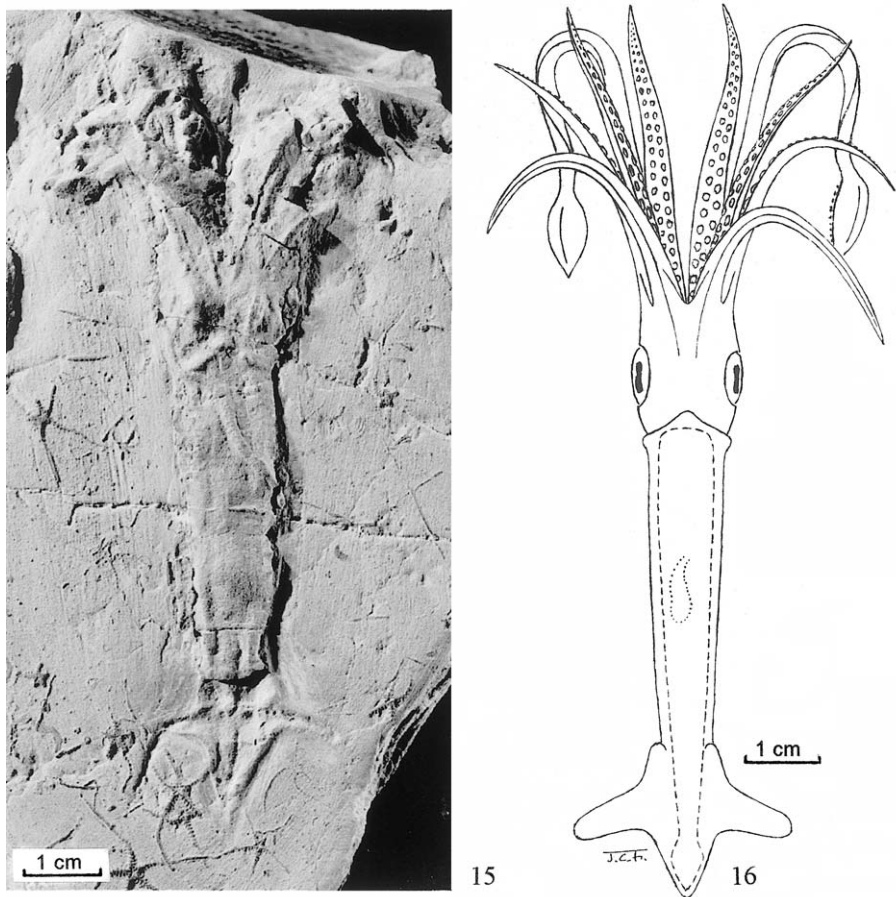


Fig. 15 et 16. *Rhomboteuthis lehmani* Fischer et Riou, 1982, spécimen n° LPMP-R.3758 et reconstitution de l'espèce (photo de D. Serrette, Laboratoire de Paléontologie, MNHN, Paris).

Figs. 15 and 16. *Rhomboteuthis lehmani* Fischer and Riou, 1982, spécimen n° LPMP-R.3758 and reconstitution of the species (photo by D. Serrette, Laboratoire de Paléontologie, MNHN, Paris).

Fig. 14, à région antérieure moins complète mais dont le rostre est resté en position partiellement axiale. Ces spécimens, attaqués et plus ou moins déchiquetés par des prédateurs alors qu'ils nageaient en pleine eau, sont tombés sur le fond où ils ont été rapidement sédimentés et minéralisés.

Les teuthoïdes (calmars) sont abondants et diversifiés, sous forme de gladius isolés ou d'individus conservés avec minéralisation au moins partielle des parties molles : plésiotéuthidés des espèces *Romaniteuthis gevreyi* et *Rhomboteuthis lehmani*, teudopsidés (genre *Teudopsis*) et gramadellidés (espèce *Gramadella piveteaui*). *R. lehmani* (Figs. 15 et 16) petit teuthoïde à dix bras, dont huit sessiles relativement courts et deux tentaculaires beaucoup plus longs que les autres, est assez fréquent dans le Callovien inférieur de la Voulte-sur-Rhône. C'est par radiographie qu'il a été possible de repérer, sur celui-ci, la position de la poche à encre représentée ici au pointillé et la forme du gladius indiquée au

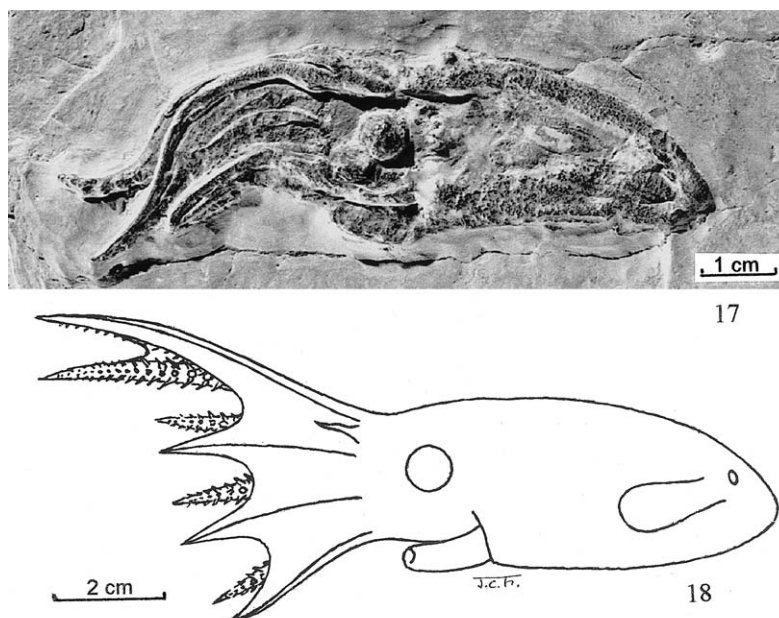


Fig. 17 et 18. *Vampyronassa rhodanica* Fischer et Riou, 2002 (spécimen n° LPMP-B.74243, photo de D. Serrette, Laboratoire de Paléontologie, MNHN, Paris) et essai de reconstitution fait à partir de plusieurs exemplaires.
Figs. 17 and 18. *Vampyronassa rhodanica* Fischer and Riou, 2002 (specimen n° LPMP-B.74243, photo by Denis Serrette) and tentative of reconstitution made from several specimens.

trait discontinu. Les teuthoïdes à corps étroit, en forme de torpille, et à nageoires triangulaires (de type rhombique), sont connus dans la nature actuelle pour être particulièrement adaptés à la nage rapide.

De nombreux spécimens de *Vampyronassa rhodanica*, espèce voisine des actuels vampyromorphes ont été découverts. Cette espèce s'apparente étroitement aux actuels vampyromorphes (Figs. 17 et 18), ordre de céphalopodes considéré comme intermédiaire entre les teuthoïdes et les octopodes et qui n'était jusqu'alors connu que dans les mers actuelles, le plus souvent entre 1000 et 4000 m de profondeur. Les bras sessiles, au nombre de huit, les deux supérieurs plus longs et plus puissants que les autres, sont reliés par une fine membrane interbranchiale et pourvus chacun de cirres encadrant une rangée de petites ventouses. Il existe en plus deux appendices sensoriels situés de part et d'autre des bras supérieurs. La tête est massive, à globes oculaires situés latéralement. Le cou est indistinct. L'entonnoir est situé sous la tête. Le corps, à peine deux fois plus long que la tête, est pourvu de courtes nageoires latérales situées très en arrière, au-dessus desquelles se trouvent deux petites capsules correspondant à des organes lumineux. Il n'y a pas de poche à encre. Le gladius devait être entièrement cartilagineux et très fin car il n'a laissé, sur quelques-uns des spécimens, qu'une fine trace claire et lisse de contour ogival, minéralisée en phosphate de calcium alors que le reste du corps est en pyrite.

Les octopodes sont représentés par une espèce rarissime, *Proteroctopus ribeti* (Figs. 19 et 20). Ce poulpe d'une vingtaine de centimètres de long, bras étirés, est le plus ancien connu à l'état fossile. Il provient du site C de la Boissine où il a été trouvé par

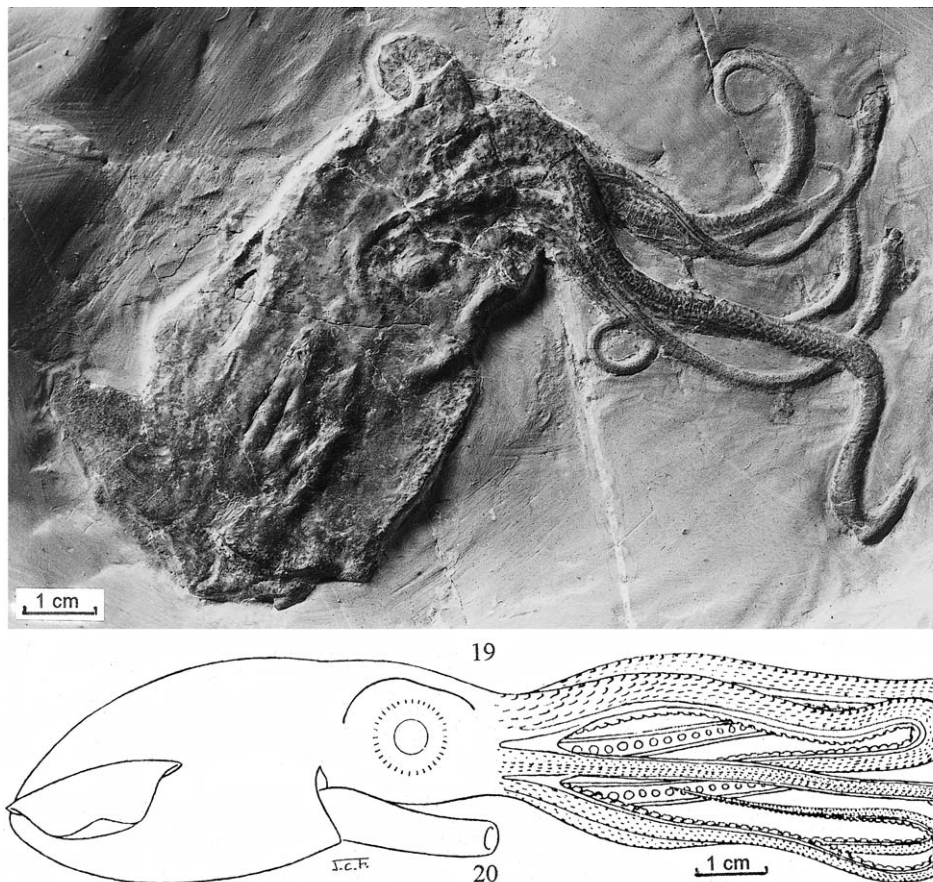


Fig. 19 et 20. *Proteroctopus ribeti* Fischer et Riou, 1982 (spécimen n° LPMP-R.3801, photo de D. Serrette, Laboratoire de Paléontologie, MNHN, Paris) et sa reconstitution.

Figs. 19 and 20. *Proteroctopus ribeti* Fischer and Riou, 1982 (spécimen n° LPMP-R.3801, photo by D. Serrette, Laboratoire de Paléontologie, MNHN, Paris) and its reconstitution.

Bernard Riou dans le niveau z, à 50 cm sous le niveau principal à *Ophiopinna elegans*. À la différence de la plupart des poulpes actuels, celui-ci n'a qu'une seule rangée de ventouses à chaque bras et possède une paire de nageoires bien développées, ce qui montre qu'il était parfaitement adapté à la nage et donc probablement chasseur de proies vivantes. Seuls les teuthoïdes, les vampyromorphes et les octopodes sont particuliers à la Voulte-sur-Rhône. Tous ces céphalopodes sans exception étaient nectoniques.

4.4.6. *Pycnogonides pantopodes*

Ce groupe d'arthropodes marins, qui n'était jusqu'ici connu que dans la nature actuelle, se trouve représenté dans le Callovien inférieur de la Voulte-sur-Rhône par de très nombreux spécimens dont les plus grands atteignent 30 cm de largeur, pattes étalées. Il s'agit d'une espèce assez voisine en apparence des actuels nymphonidés du genre *Nymphon* (Figs. 21 et 22). Le spécimen photographié ici montre parfaitement la trompe, étroite et

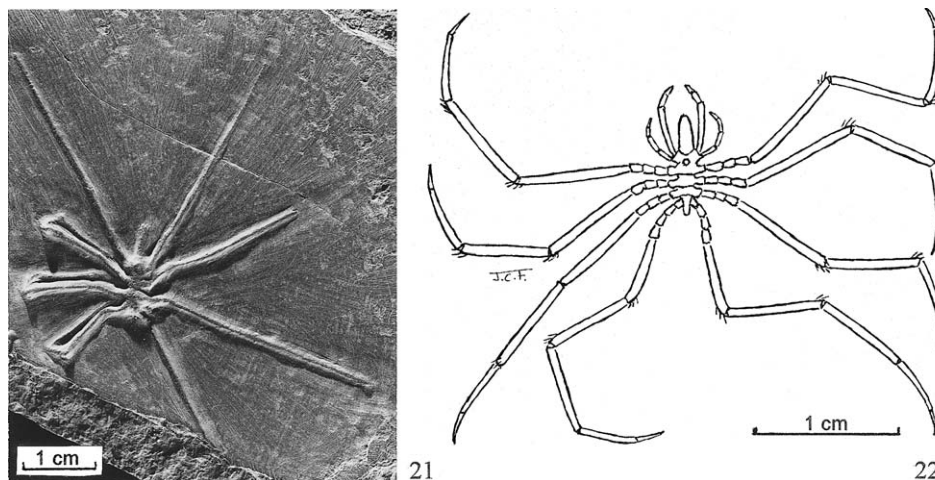


Fig. 21 et 22. Pycnogonide pantopode du Callovien inférieur de la Voulte-sur-Rhône (Fig. 22, photo de Denis Serrette) comparé à l'espèce actuelle *Nymphon gracile* (Fig. 23), des eaux plus ou moins profondes du littoral méditerranéen et atlantique d'Europe.

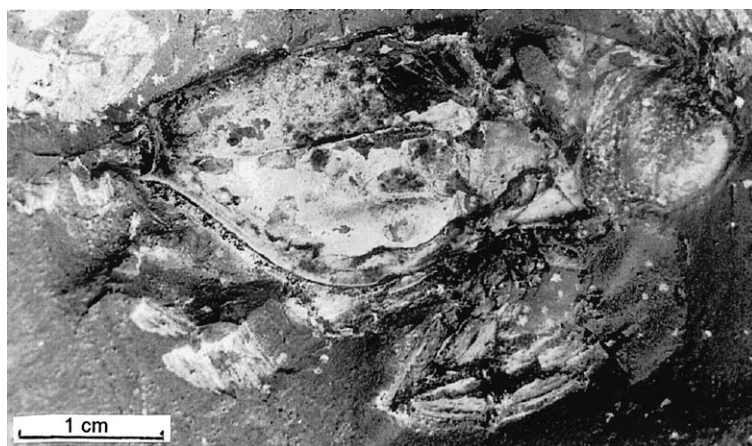
Figs. 21 and 22. Pycnogonid pantopod from the Lower Callovian of la Voulte-sur-Rhône (Fig. 22, photo by D. Serrette, Laboratoire de Paléontologie, MNHN, Paris) compared to the recent species *Nymphon gracile* (Fig. 23), from the more or less deep waters of the mediterranean and atlantic shore of Europe.

allongée, et permet d'observer le tubercule oculaire situé en position médio-supérieure, près de l'extrémité antérieure du céphalon ; en revanche, les chélicères et les palpes (appendices péribuccaux), rudimentaires ou même absents, n'ont pu être observés sur aucun des spécimens dégagés ; le corps (céphalon, tronc et abdomen) est extrêmement grêle ; les pattes articulées, au nombre de huit, sont très longues et fines. Les nombreux spécimens examinés n'apportent cependant pas assez de détails anatomiques pour qu'il soit actuellement possible de décrire valablement cette espèce, et donc de la nommer. Ses plus grands individus peuvent atteindre près de 30 cm, pattes étalées. Un groupe voisin, celui des paléopantopodes, a cependant été décrit en 1929 sur deux petits fossiles découverts dans le Dévonien inférieur d'Allemagne. Les spécimens de la Voulte-sur-Rhône diffèrent nettement des paléopantopodes par leur trompe et leur tubercule oculaire bien développés, par leur abdomen réduit et par leurs pattes à seulement six ou huit articles ; ils se rattachent en revanche étroitement, par l'ensemble de leurs caractères, aux actuels pantopodes.

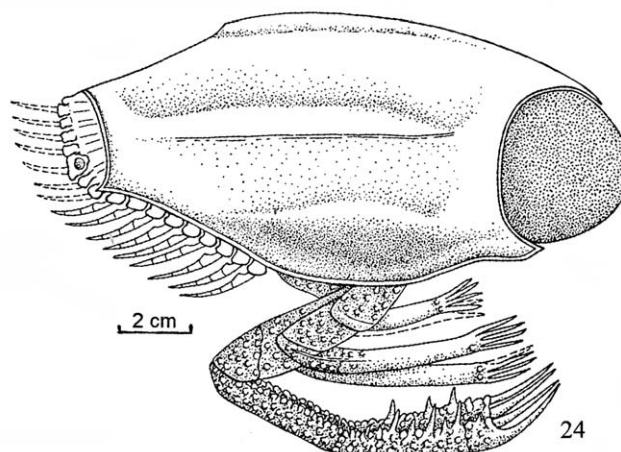
4.4.7. Crustacés thylacocéphales

Ces organismes très étranges et pour partie encore énigmatiques, anciennement rangés parmi les mysidacés (Van Straelen, 1923) et également désignés sous le nom de conchyliocarides, comptent ici plusieurs espèces, toutes spéciales à la Voulte-sur-Rhône : de très abondants *Dollocaris ingens* (dont les plus gros atteignent 30 cm de longueur) (Figs. 23 et 24) ainsi que quelques spécimens de *Kilianocaris lerichei*, *Clausia ribeti*, et *Paraostenia vouldensis* (voir Van Straelen, 1923 ; Secrétan, 1983, 1985 ; Secrétan et Riou, 1983).

Spécial au Callovien inférieur de la Voulte-sur-Rhône où il est extrêmement abondant dans presque tous les niveaux, *Dollocaris ingens* est un étrange crustacé caractérisé par une carapace enveloppante, trois paires d'appendices antérieurs armés de pinces, et une paire



23



24

Figs. 23 et 24. Crustacé thylacocéphale de l'espèce *Dollocaris ingens* Van Straelen, 1923 (spécimen n° LPMP-R.50939, photo de D. Serrette, Laboratoire de Paléontologie, MNHN, Paris) et sa reconstitution (d'après Secrétan, 1985).

Figs. 23 and 24. Thylacocephalid crustacean of the species *Dollocaris ingens* Van Straelen, 1923 (specimen n° LPMP-R.50939, photo by D. Serrette, Laboratoire de Paléontologie, MNHN, Paris) and its reconstitution (from Secrétan, 1985).

d'yeux composés, un peu comparables à ceux des trilobites mais proportionnellement énormes, occupant pratiquement tout le céphalon. Ce gigantisme oculaire ne serait cependant pas indicatif d'un mode de vie adapté à la faible luminosité des eaux profondes, car il n'en présente pas les caractéristiques anatomiques (Fröhlich et al., 1992) : il correspondrait simplement à une acuité peut-être exceptionnelle, donc favorable au repérage des proies, mais en eaux probablement peu profondes et bien éclairées. Ses six appendices antérieurs, groupés et curieusement recourbés vers l'avant, n'étaient manifestement adaptés, ni à la marche sur fond vaseux, ni à la nage, ce qui porte à penser que cet étrange animal devait mener une vie plutôt sédentaire, en milieux restreints tels probablement que les niches d'un lacs algaire où il aurait pu facilement se déplacer à la recherche de ses proies. Cette espèce peut atteindre 30 cm de longueur de carapace.

Étant apparemment dépourvus de toute aptitude à la nage, tous ces organismes ont pu être benthiques, c'est à dire vivant sur le fond (Secrétan, 1985) ; mais la morphologie de leurs pattes, thoraciquement redressées vers l'avant, laisse à penser qu'ils devaient plutôt mener un mode de vie, soit nectopélagique (Rolfe, 1985), soit plus probablement vagile inféodé à de faibles déplacements en milieu restreint, éventuellement dans les niches d'un lacis algaire.

4.4.8. Crustacés mysidacés

Une trentaine de spécimens de ce groupe très particulier de petits crustacés a été étudiée par Van Straelen (1923a) et par Secrétan et Riou (1986) : ils se répartissent parmi les eucopidés (espèce *Eucopia praecursor*), les lophogastridés (espèce *Lophogaster voutensis*) et les mysidés (espèces *Siriella antiqua* et *S. carinata*). Ces espèces sont toutes particulières à la Voulte-sur-Rhône. Les mysidacés, dont d'assez nombreux représentants subsistent dans la nature actuelle, sont connus pour être, en milieux marins, nectobenthiques ou pélagiques, détritivores ou carnivores.

4.4.9. Crustacés cucumacés

Avant que Bachmayer (1960) ne décrive *Palaeocuma hessi*, genre et espèce nouveaux de la Voulte-sur-Rhône, de 4 mm de longueur, les cucumacés n'étaient connus que dans la nature actuelle, principalement en milieux marins où ils sont réputés être des organismes généralement fouisseurs et ingéreur de sédiments.

4.4.10. Crustacés décapodes

Ils sont extrêmement nombreux et très diversifiés, comprenant plus d'une douzaine d'espèces : aristéidés de l'espèce *Archeosolenocera straeleni*, pénéidés des espèces *Aeger breviostris* (Figs. 25 et 26), *Antrimpos secretaniae* et *Rhodanicaris depereti*, udorellidés des espèces *Udora minuta* et *U. gevreyi*, erymidés de l'espèce *Eryma cumonti*, glyphéidés de l'espèce *Glyphaea ornata*, coleiidés de l'espèce *Hellerocaris falloti*, eryonidés des espèces *Eryon ellipticus* et *Cycleryon giganteus* (Fig. 27), néphropidés (famille des homars) du genre *Pseudastacus*, polychellidés de l'espèce *Willemoesiocaris ovalis* (voir Van Straelen, 1922, 1923b ; Carriol et Riou, 1991).

Glycerion giganteus qui a été placé successivement dans les genres *Eryon* et *Coleia*, est en réalité un *Cycleryon* bien caractérisé. Il peut atteindre 30 cm de long (55 cm pattes antérieures déployées), mais se présente assez fréquemment avec l'abdomen replié sous le céphalothorax. Il n'est connu qu'à la Voulte-sur-Rhône où il a proliféré au Callovien inférieur. Il est assez voisin de *Cycleryon propinquus*, espèce moitié moins grande du Jurassique supérieur et dont il diffère par son céphalothorax plus large postérieurement, par ses articles abdominaux plus puissants, ses antennes et antennules plus développées et ses pattes antérieures nettement plus longues, pourvues d'épines juste avant l'articulation carpo-propodiale.

La plupart des espèces citées sont spéciales à ce gisement, et toutes présentent des adaptations morpho-fonctionnelles leur permettant à la fois la natation et la locomotion, mais de manière, l'une et l'autre, assez restreinte.

Selon Van Straelen (1922), cette faune carcinologique serait caractéristique d'une mode de vie en eaux assez profondes.

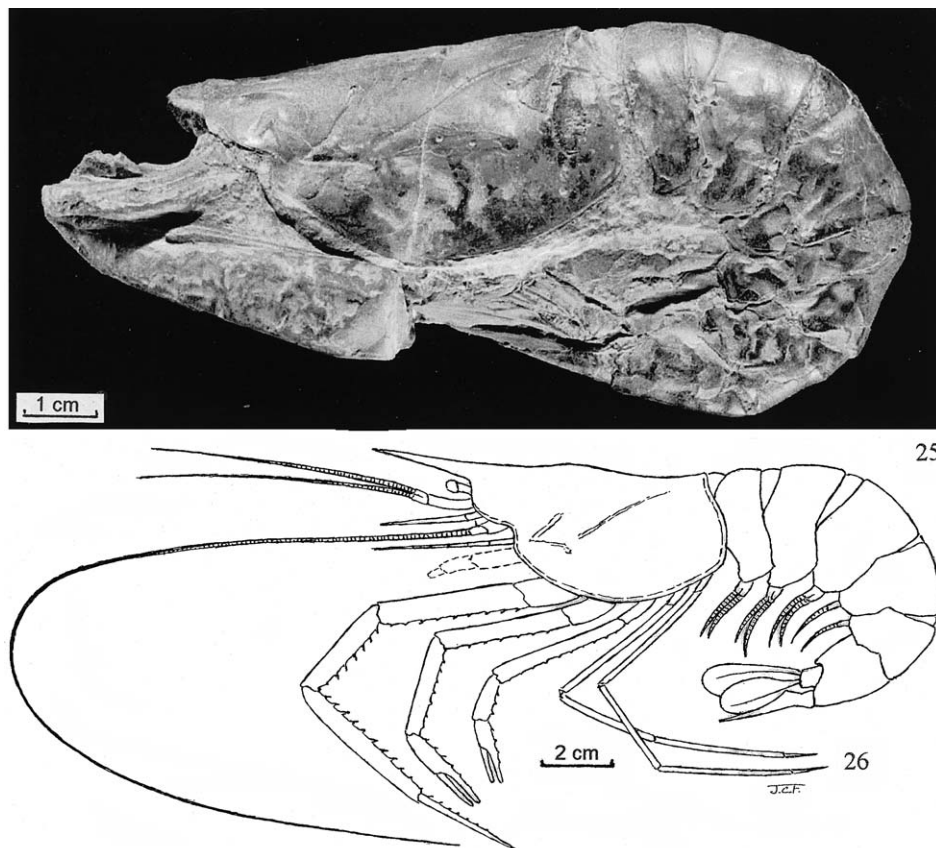


Fig. 25 et 26. *Aeger brevirostris* Van Straelen, 1923 (spécimen n° LPMP-R.61860, photo de D. Serrette, Laboratoire de Paléontologie, MNHN, Paris) et schéma reconstitutif de l'espèce fait à partir de plusieurs spécimens, les uns fossilisés à plat sur schistes et les autres en trois dimensions dans des nodules. Cette espèce de crustacé décapode, qui n'a été jusqu'ici trouvée qu'à la Voulte-sur-Rhône où elle est assez fréquente, peut atteindre 20 cm de longueur, appendices non compris.

Figs. 25 and 26. *Aeger brevirostris* Van Straelen, 1923 (specimen n° LPMP-R.61860, photo by D. Serrette, Laboratoire de Paléontologie, MNHN, Paris) and reconstitution of the species made from several specimens, some of them fossilised flatways on the shale, the others three-dimensional in nodules. This species of decapod crustaceous, which is known up to here only at la Voulte-sur-Rhône, can measure 20 cm long, not included the appendages.

4.4.11. Crinoïdes

En plus d'un fragment de tige de la famille des isocrinidés, il a été trouvé six spécimens de comatules dont trois d'une même espèce, *Rhodanometra lorioli* (Fig. 28), de la famille des ptéromidés (Manni et al., 1985). Les isocrinidés sont des crinoïdes vivant fixés au moyen de crampons sur un quelconque support, celui-ci pouvant être éventuellement flottant ; les ptéromidés sont des comatules libres, en principe capables de courtes natations mais vivant le plus souvent accrochées, au moyen de leurs bras armés de pinnules, à des supports divers, dont des algues (mode de vie vagile inféodé, c'est à dire aptes à de faibles déplacements en milieu restreint).

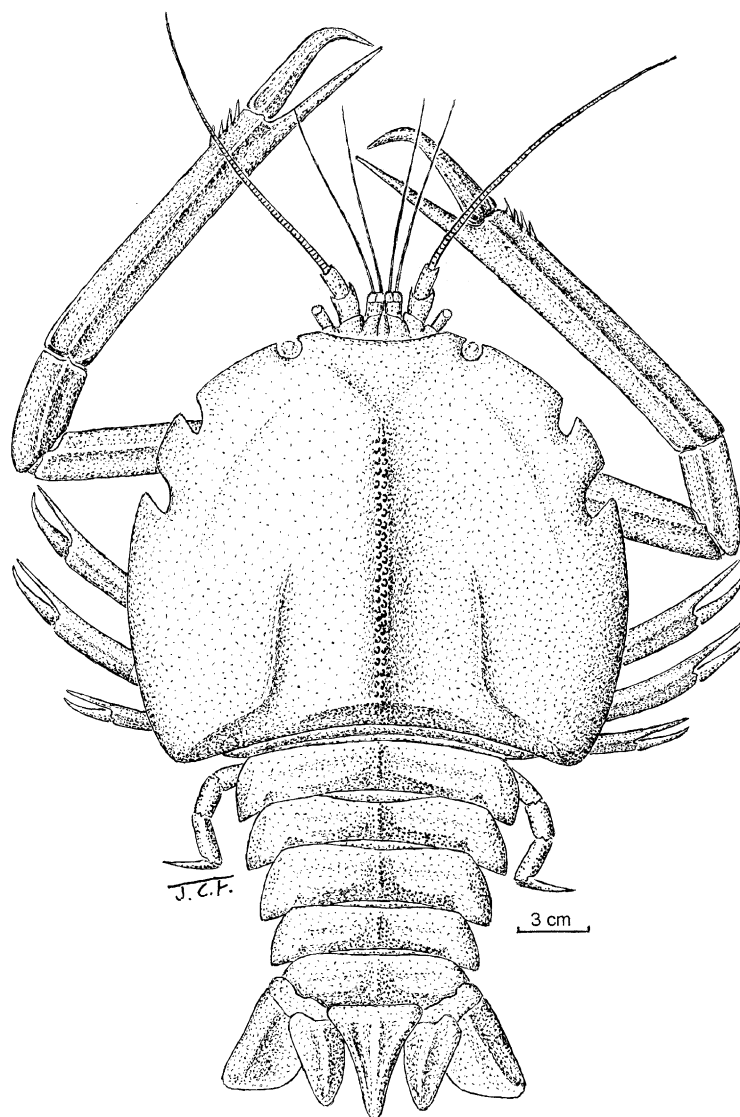


Fig. 27. *Cycleryon giganteus* (Van Straelen, 1922). Reconstitution faite à partir de plusieurs spécimens, les uns à plat sur schistes et les autres fossilisés dans des nodules.

Fig. 27. *Cycleryon giganteus* (Van Straelen, 1922). Reconstitution from several specimens, some of them fossilised flatways on the shale, the others three-dimensionally in nodules.

4.4.12. Echinides

Il n'a été trouvé que des restes d'oursins réguliers, sous la forme de rares fragments de thèques et de radioles, ceux-ci très longs et effilés, caractéristiques des espèces adaptées aux fonds meubles très calmes.

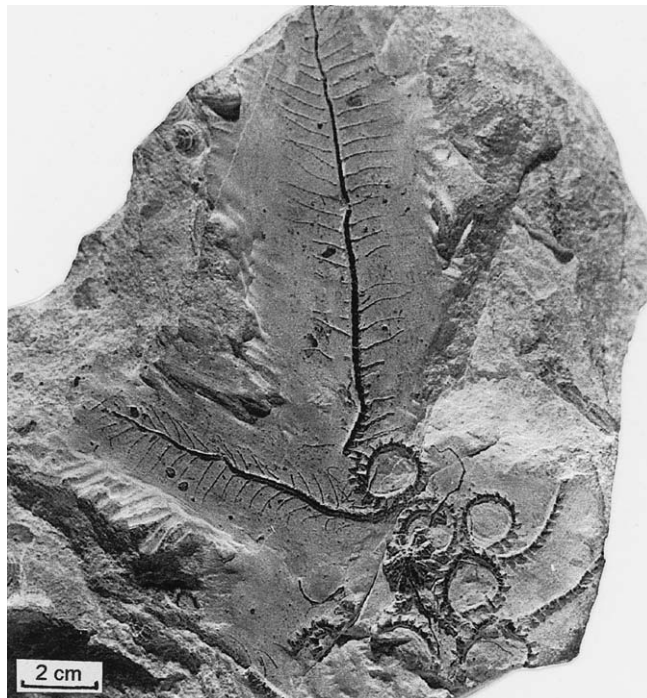


Fig. 28. *Rhodanometra lorioli* Manni, Nicosia et Riou, 1985. Spécimen n° LPMP–R.5665 (photo de D. Serrette, Laboratoire de Paléontologie, MNHN, Paris). Cette espèce de la famille des ptérocomidés (crinoïde du groupe des comatules) n'a été jusqu'ici trouvée que dans le Callovien inférieur de la Voulte-sur-Rhône où elle devait vivre dans un lacs algaires, accrochée par ses bras pourvus de fines pinnules.

Fig. 28. *Rhodanometra lorioli* Manni, Nicosia and Riou, 1985. Specimen n° LPMP–R.5665 (photo by D. Serrette, Laboratoire de Paléontologie, MNHN, Paris). This species of the pterocomid family (crinoids of the group of the comatules) has been yet collected only in the Lower Callovian of la Voulte-sur-Rhône where it probably lived in algal networks, enlaced by its arms provided with fine pinnules.

4.4.13. Astérides

De rares spécimens d'une grande espèce (Fig. 29) non encore décrite de la famille des solastéridés (genre *Solaster*) ont été découverts. Ils possèdent dix-huit bras, peu robustes, manifestement très souples et bordés de très nombreuses et fines pinnules et semblent plus adaptés à la nage ondulatoire, en eaux calmes et éventuellement dans un environnement algaire flottant, qu'à la reptation sur fonds vaseux.

Les astérides pentaradiaires (à cinq bras) sont généralement benthiques et détritivores ou zoophages ; mais les formes pourvues de longs et nombreux bras, comme celle-ci, pourraient avoir été nectobenthiques, capables de nager en s'élevant sur de courtes distances au-dessus du fond marin ou dans un environnement algaire.

4.4.14. Ophiurides

Ils sont représentés par des populations extrêmement abondantes d'une petite espèce de la famille des ophiacanthidés, *Ophiopinna elegans* (Fig. 7), interprétée par Dietl et Mundlos (1972) comme nectopélagique et qui a proliféré ici de multiples fois par vagues successives composées chacune de millions d'individus). Fossile emblématique du Callo-



Fig. 29. Astéride à dix-huit bras du genre *Solaster* (photo de D. Serrette, Laboratoire de Paléontologie, MNHN, Paris). Cette espèce, dont le plus grand spécimen trouvé mesure 25 cm bras étalés n'a pas encore été décrite.

Fig. 29. Asterid with eighteen arms of the genus *Solaster* (photo by D. Serrette, Laboratoire de Paléontologie, MNHN, Paris). This species, of which the largest specimen collected, measures 25 cm arms expanded, was not yet described.

vien inférieur de la Voulte-sur-Rhône, *Ophiopinna elegans* n'a été jusqu'ici trouvée que dans ce gisement où elle est omniprésente et d'une extraordinaire abondance, ses populations pouvant atteindre une densité de plus de mille individus au mètre carré, à la surface de certains bancs. Valette (1928) avait cru pouvoir y distinguer trois types morphologiques différents, mais il n'en existe en réalité qu'un seul, un peu variable. Il s'agit d'une petite espèce ne dépassant pas 5 cm de largeur, bras étalés, pourvus d'écailles natatoires, la rendant apte à nager en pleine eau.

4.4.15. Poissons

Il a été trouvé plusieurs spécimens d'élaémobranches, sous forme d'empreinte de sélaciens dont les plus gros atteignent presque un demi mètre de longueur, ainsi que quelques dents isolées de la famille des orthacodontidés (genre *Sphenodus*). Les actinoptérygiens, qui ont été examinés par Sylvie Wenz, sont représentés par une quinzaine de spécimens, tous plus ou moins incomplets et spécifiquement indéterminables, appartenant aux familles des macrosemiidae, pholadophoridés et ophiopsidés (espèces des genres *Macrosemius*, *Pholadophorus* et *Ophiopsis*). Il a été trouvé en plus, également examinés par Sylvie Wenz, quelques spécimens incomplets de crossoptérygiens appartenant à la famille des coelacanthidés. Tous sont des carnivores nectoniques, nageant librement en pleine eau.

4.4.16. Reptiles

Un crâne incomplet de 11 cm de long et appartenant à un petit crocodilien marin du genre *Metriorhynchus* a été décrit par Kuhn-Schwyder (1960) ; une partie du museau d'un autre spécimen a été trouvée depuis.

5. Conditions de fossilisation

Un des intérêts majeurs de ce gisement tenant aux particularités très remarquables, non seulement des organismes qui s'y trouvent mais aussi de leur mode inhabituel de fossilisation, il ne serait pas concevable ici de se limiter aux aspects simplement stratigraphique et paléontologique, sans aborder simultanément l'analyse taphonomique et diagénétique du gisement.

Les marnes schisteuses, sédimentées en lits d'épaisseur inframillimétrique à décimétrique et qui constituent ici l'essentiel du Callovien inférieur, formaient initialement une vase meuble extrêmement fine. Ces marnes sont composées pour 60 à 70 % de montmorillonite (argilite en très fines particules, de moins de 0,15 mm), pour 10 à 12 % de carbonate de calcium (sous forme de calcite cristallisée), pour 10 à 14 % de silicates (sous forme de grains de quartz détritiques), pour 5 à 8 % de sidérite (carbonate de fer) et de limonite (oxyde ferreux) et pour moins de 1 % de kérogène (sous forme de résidus sapropéliques). Les quelque 5 % restants, en moyenne, correspondent aux organismes minéralisés, c'est à dire aux fossiles eux-mêmes, ceux-ci pouvant dépasser 20 % du total dans certains bancs.

Les restes fossilisés sont généralement constitués de pyrite (50 %), de calcite cristallisée (30 %), de montmorillonite (10 %) et de gypse sous forme de cristaux (10 %, gypse probablement dû à l'altération de la pyrite), avec parfois un revêtement d'apatite et de galène (Fröhlich et al., 1992 ; Wilby et al., 1996). L'apatite est un phosphate de calcium qui est fréquemment associé aux minerais de fer oolitique ; la galène est un sulfure de plomb ferrique contenant ici des traces d'argent.

Lorsque les tissus mous des organismes se sont trouvés minéralisés seulement ou essentiellement en pyrite, il ne subsiste alors généralement que leur masse et leur morphologie générale, la cristallisation s'étant alors faite de manière trop grossière pour que leurs fins détails aient pu subsister.

À l'inverse, l'apatite et la galène se sont révélés aptes à conserver les plus fins détails, les organes de différente nature (muscleux, cartilagineux, chitineux, phosphatés ou calcitiques) pouvant alors présenter une cristallisation différentielle qui permet d'en distinguer les contours, ceci du fait que l'apatite, notamment, a pu précipiter très précocement en microcristaux.

Ceci explique que la préservation des organismes dans le Callovien inférieur de la Voulte-sur-Rhône soit aussi exceptionnelle. Elle l'est à ce point que, par exemple, non seulement la structure des branchies, mais aussi la trame, les contours et même les membranes des cellules rétinienne des énormes yeux composés de *Dollocaris ingens* se trouvent parfois conservés, et de manière étonnante (Fröhlich et al., 1992), ce qui est particulièrement remarquable si l'on considère que les tissus rétinien, particulièrement fragiles, se dégradent et commencent à se désorganiser seulement quelques heures après la mort.

La minéralisation des tissus mous des organismes a donc été ici exceptionnellement rapide ; mais, si cette minéralisation a pu agir ainsi, c'est essentiellement grâce à deux facteurs déterminants : il a fallu que la vase marine et son interface avec l'eau soient particulièrement pauvres en oxygène libre (milieu dit anoxique ou réducteur), sans quoi les parties molles des organismes auraient été soumises à une dégradation bactérienne peut-être plus rapide encore que la minéralisation ; et il a été en outre nécessaire qu'une concentration inhabituellement élevée de phosphates, carbonates et sulfates dissous se trouve immédiatement disponible à l'interface eau-sédiment, prête à se combiner pour une minéralisation précoce des organismes (Wilby et al., 1996). Les animaux tombés morts sur la vase du fond marin ont pu commencer à être recouverts de sédiments lors même des processus de minéralisation, puis plus ou moins compactés, ou se trouver intégrés au sein de nodules par l'accrétion de particules sédimentaires et alors fossilisés sans compaction ou presque.

6. Environnement sédimentaire et milieu de vie

L'ensemble des données ainsi réunies, d'ordre à la fois stratigraphique, faunique, lithologique, taphonomique et diagénétique, permet d'aborder maintenant l'analyse paléoécologique du gisement, ce qui n'avait pas encore été fait.

Ces fonds marins devaient être extrêmement calmes, car on n'y relève aucun indice d'une quelconque énergie hydrodynamique : aucun effet de ressac (telles que pourraient l'être, par exemple, des traces de fragmentation ou de désarticulation et de dispersion de carapaces de crustacés) ni aucun effet de courant (aucune trace de *ripple marks*, aucune orientation unidirectionnelle des bras des *Ophiopinna elegans* tombées au fond). Tous ces indices font défaut ici. Qui plus est, les innombrables populations de *Bositra buchii* se présentent presque toujours, malgré la grande fragilité de leurs coquilles, avec leurs valves restées en connection, et les *Ophiopinna elegans*, en dépit de leur extrême finesse, n'ont pratiquement jamais les bras désarticulés.

Ces fonds devaient être en outre très peu oxygénés, en permanence ou au moins périodiquement. Ceci est en accord, d'une part avec l'absence de toute trace d'hydrodynamisme, en outre avec l'extrême rareté des organismes fouisseurs ou ingéreur de sédiments (limités ici à quelques annélides, sipunculides et crustacés cucumacés), et en troisième lieu avec le mode de fossilisation très remarquable des tissus mous des organismes, ce qui implique une teneur en oxygène libre très faible ou même nulle, non seulement du sédiment vaseux lui-même, mais aussi des premières tranches d'eau se trouvant en contact avec le fond.

Ces fonds marins devaient donc se situer à une profondeur suffisante pour être soustraits à la fois à l'hydrodynamisme et à l'oxygénation, ce qui correspond à des conditions de confinement, cependant que les tranches d'eau moyennes ou supérieures devaient se trouver normalement agitées et oxygénées.

Ces conditions de confinement du fond marin pourraient correspondre ici à une zone d'approfondissement, sous une épaisseur d'eau de l'ordre de 200 m (Rolfe, 1985 ; Fischer et Riou, 2002).

Les fonds marins devaient donc se situer en zone aphotique (à luminosité extrêmement faible ou nulle), et être de ce fait impropres à la vie des algues. Ils devaient être en outre, du

fait de l'absence ou presque d'oxygène libre, bien peu propices à la vie animale. De fait, la faune qui s'y trouve fossilisée est en très grande majorité constituée d'organismes pélagiques, nectopélagiques, mésopélagiques ou pour le moins nectobenthiques (ayant vécu dans les tranches d'eau supérieures, moyennes ou éventuellement basses), tandis que les organismes proprement benthiques (exclusivement inféodés au substrat sédimentaire) y font figure d'exception. Cependant, nombre des organismes rencontrés et aptes à la natation ne devaient pas être pour autant tous d'excellents nageurs, ni des carnassiers très véloce : tel devait être notamment le cas des crustacés dans leur ensemble, non seulement des thylacocéphales, mais aussi des divers et nombreux décapodes, qui devaient chasser à l'affût plutôt qu'à la poursuite.

On peut en conclure qu'il devait exister, dans les diverses tranches d'eau, surtout supérieures et moyennes, là où le degré de luminosité le permettait, des peuplements d'algues souples non fixées pouvant éventuellement former des mattes flottantes et servir de substrat ou de refuge à nombre des organismes non pélagiques qui ont vécu ici (brachiopodes térébratulidés, gastropodes, bivalves du genre *Plagiostoma*, pycnogonides, pantopodes, crustacés thylacocéphales et décapodes, crinoïdes et astérides).

Ces conditions spéciales d'environnement ont dû subsister ici de manière à peu près identique durant toute la durée de cette série sédimentaire du Callovien inférieur, car les peuplements qu'on y retrouve fossilisés apparaissent assez homogènes dans l'ensemble des niveaux qui la composent.

7. Tous ces organismes ont-ils vécu sur place ?

Les quelques spores et restes de végétaux d'origine continentale qui se sont trouvés enfouis ici ont dû être apportés par le vent depuis un biotope insulaire voisin, tel qu'il en existait un certain nombre sur le Plateau central alors en majeure partie submergé sous une assez faible épaisseur d'eau.

Pour ce qui concerne les animaux, un premier fait mérite d'être signalé : alors que les céphalopodes bélemnitoïdes, teuthoïdes, vampyromorphes et octopodes ont laissé des traces minéralisées de tissus mous, tel n'est pas le cas pour les ammonitoïdes dont les coquilles sont toujours dépourvues de telles traces : ceci laisserait à supposer que ces derniers n'ont pas vécu sur place et que leurs coquilles sont donc arrivées par flottaison ; les aptychus sont pourtant abondants dans le gisement, mais très rarement en relation avec les coquilles, même pour les oppélioïdes.

Si quelques-unes des populations d'organismes qui se sont fossilisés ici ont pu simplement y transiter à partir de zones marines environnantes, ce qui est vraisemblable pour les nectopélagiques (céphalopodes et poissons notamment), d'autres en revanche, plus ou moins sédentaires, ont manifestement eu leur habitat ici-même : les bivalves du genre *Plagiostoma*, les rares gastropodes, les annélides, les pycnogonides, l'ensemble des crustacés, les échinides, crinoïdes et astérides.

Le cas des populations si étonnamment abondantes de *Bositra buchii* et d'*Ophiopinna elegans* pose une interrogation : ces populations ont-elles vécu ici en s'y reproduisant ou sont-elles venues d'ailleurs, entraînées par des courants dans ces parages ? Le fait qu'il s'y trouve des individus de tous âges, et notamment des très jeunes, porte à penser que ces espèces ont pu se reproduire en ces lieux, et donc y vivre normalement.

Les mattes d'algues flottantes qui semblent avoir caractérisé ici le milieu marin pourraient en fait avoir constitué, non seulement des zones d'abri ou de refuge, mais aussi des lieux de reproduction si l'on considère les nombreux individus jeunes retrouvés fossilisés dans les sédiments : *Bositra buchii*, teuthoïdes (notamment *Rhomboteuthis lehmani*), pycnogonides, crustacés thylacocéphales (notamment *Dollocaris ingens*) et décapodes, *Ophiopinna elegans*, alevins.... Ces jeunes, à des stades ontogénétiques souvent très précoces, n'ont pu tous venir d'ailleurs, ce qui porte à penser que le milieu était ici propice, non seulement à la juvénilité de nombreux groupes d'organismes, mais aussi à leur reproduction.

8. Les facteurs de mortalité

Cette mortalité par phases successives, qui a marqué le Callovien inférieur de la Voulte-sur-Rhône en concernant chaque fois une multitude d'individus de divers groupes d'organismes (*Bositra buchii*, ammonoïdes du genre *Parapatoceras*, pycnogonides panto-podes, *Dollocaris ingens*, *Ophiopinna elegans*,...) pourrait être imputée à des épisodes de prolifération bactérienne, tels qu'on en connaît dans la nature actuelle, désignés sous le nom d'« eaux rouges » : des bactéries qui se multiplient rapidement en envahissant toute la tranche d'eaux superficielles d'un domaine maritime et qui, mourant ensuite massivement, empoisonnent et asphyxient assez brutalement le milieu par dégagement de substances toxiques en grandes quantités et épuisement de l'oxygène libre ; après quoi la vie animale se redéveloppe. Or, le dépôt des douze mètres de schistes marneux ici accumulés durant le Callovien inférieur a pu durer assez longtemps (de l'ordre de quelques milliers d'années) pour qu'un tel type de phénomène ait pu vraisemblablement se reproduire un bon nombre de fois.

Indépendamment de ces phases de mortalités massives, beaucoup des organismes sédimentés ici ont pu mourir individuellement, par simple fin de vie, tandis que d'autres, plus ou moins déchiquetés, ont dû tomber au fond après qu'un prédateur les ait attaqués (voir l'exemple des deux spécimens d'*Hibolites hastatus* représentés ici Figs. 13 et 14).

Par ailleurs, il convient de préciser que nombre des crustacés retrouvés fossilisés, notamment parmi les thylacocéphales, les mysidacés et les décapodes, sont manifestement des exuvies, car dépourvus de leurs appendices, et ne relèvent donc pas de mortalité.

9. Structure de la chaîne alimentaire

Entre les phases de mortalité et indépendamment d'elles, il a donc existé à la Voulte-sur-Rhône, durant le Callovien inférieur, des épisodes où la vie s'est abondamment développée sur place, avec constitution d'une chaîne alimentaire dont les principaux traits structuraux peuvent être aisément énoncés.

Il convient tout d'abord de souligner ici l'absence totale, et assez inhabituelle, d'organismes phytophages directs, tels par exemple que les archéogastropodes.

Parmi les autres modes alimentaires pouvant être reconnus dans le gisement se trouvent notamment :

- des filtreurs, représentés ici par les bivalves ;
- des microphages tels que les brachiopodes et les céphalopodes ammonoïdes ;
- des détritivores, dont font partie les annélides de la famille des aphroditidés, les pycnogonides pantopodes, les crustacés de petite taille, ainsi que les échinodermes (crinoïdes, astérides, ophiurides et échinides) ;
- des ingéreurs de sédiment, ici représentés exclusivement par des annélides de la famille des arénicolidés, par des sipunculides et par des crustacés cucumacés ;
- des carnassiers prédateurs, représentés par tous les autres organismes ici rencontrés : les céphalopodes bélemnoides, teuthoïdes, vampyromorphes et octopodes, les crustacés dès lors que leur taille le leur permettait, les poissons et les reptiles.

Ce qui, pour un carnassier, détermine une proie n'est bien souvent pas tant d'ordre qualitatif, mais réside en revanche essentiellement dans son aptitude à la saisir et à l'ingérer : donc une question de rapidité ou d'agilité, et plus encore une question de taille, chacun pouvant s'attaquer indifféremment à des mollusques, à des crustacés ou à des poissons pourvus qu'il puisse les attraper sans risquer de se faire lui-même dévorer. Or, certains de ces prédateurs étaient d'une taille déjà assez redoutable pour nombre des organismes qui vivaient ici : des céphalopodes teuthoïdes dont le gladius seul atteint 30 cm, ce qui donne une longueur de corps de 40 cm, non compris les bras tentaculaires ; des crustacés thylacocéphales du genre *Dollocaris* longs de 30 cm ; des crustacés décapodes des genres *Aeger* et *Cycleryon* pouvant mesurer respectivement 20 et 30 cm de longueur ; des élasmobranches sélaciens dont le plus gros qui ait été trouvé fait 50 cm de long, et des actinoptérygiens ; des reptiles crocodiliens (genre *Metriorhynchus*) atteignant au moins 30 cm du museau à l'extrémité de la queue.

Les carnassiers prédateurs étaient donc ici largement dominants, tant en diversité qu'en taille, et pouvaient disposer de proies en abondance. En fonction de leurs aptitudes, les céphalopodes (bélemnoides, teuthoïdes, vampyromorphes et octopodes) devaient pouvoir se nourrir de *Bositra buchii*, ou de crustacés et d'autres céphalopodes pourvus qu'ils soient d'une taille inférieure ; les crustacés quels qu'ils soient devaient s'attaquer préférentiellement aux autres crustacés plus petits, éventuellement de la même espèce, ainsi qu'à de jeunes céphalopodes ; les poissons, dont les requins, et les crocodiliens, pouvaient avoir un vaste choix en fonction simplement de leurs préférences.

Quelques autres organismes en revanche, tels notamment les pycnogonides, les astéroïdes, ophiurides et crinoïdes, ne devaient guère avoir ici de prédateurs car peut-être faciles à attraper mais pauvres en organes charnus et donc en succulence. De fait, aucun de leurs spécimens retrouvés fossilisés dans le gisement ne présente de traces de prédation.

Des telles traces sont en revanche, fréquentes sur les bélemnoides, les teuthoïdes et les poissons, dont les restes tombés au fond et ensuite fossilisés peuvent être plus ou moins déchiquetés et de ce fait incomplets.

10. Conclusions

Le bilan des fouilles paléontologiques effectuées de 1983 à 1986, dans le Callovien inférieur de la Voulte-sur-Rhône a permis de mettre en évidence les caractéristiques très exceptionnelles de ce gisement, dont l'intérêt tient à trois particularités majeures :

- une composition faunique très particulière, assez peu diversifiée mais comprenant à la fois des organismes pélagiques méso- et bathypélagiques, en populations souvent surabondantes (bivalves posidoniidés, céphalopodes divers, ophiurides ophiacantidés, sélaciens), nombre d'organismes vagiles inféodés (pycnogonides panthopodes, crustacés thylacocéphales, crinoïdes ptérocomidés) et quelques organismes proprement benthiques (annélides principalement) ; ceci avec la présence remarquée de classes d'organismes qui n'étaient précédemment connues que dans des formations géologiques beaucoup plus récentes ou seulement même dans les milieux marins actuels, comme c'est notamment le cas pour les octopodes et les vampyromorphes (mollusques céphalopodes), pour les pycnogonides pantopodes et pour les crustacés cucumacés ;
- une conservation inhabituelle des organismes, dont beaucoup se trouve fossilisé avec minéralisation fine de leurs parties molles, tels que nombre d'annélides, de mollusques céphalopodes et de crustacés thylacocéphales ;
- des conditions d'environnement sédimentaire en milieu marin relativement profond, de l'ordre d'au moins 200 m (épibathyal), comportant un bon niveau d'oxygénation dans les tranches d'eau superficielles et moyennes où ont pu se développer des mattes algaires libres, mais non à l'interface eau-sédiments qui devait être fortement anoxique et donc propice à la minéralisation des tissus mous des organismes tombés au fond.

Les campagnes de fouilles dont il vient d'être question, et la qualité très exceptionnelle des fossiles récoltés n'ont certainement pas été sans influencer l'initiative prise très peu de temps après par Bernard Riou, de créer sur place un musée local de paléontologie. Celui-ci, situé à Voulte-sur-Rhône et inauguré le 25 mai 1989, présente bien évidemment quelques-unes des plus belles pièces du Callovien inférieur du gisement de la Boissine.

Références

- Bachmayer, F., 1960. Eine fossile Cumaceenart (Crustacea, Malacostracea) aus dem Callovien von la Voulte-sur-Rhône (Ardèche). *Eclogae geologicae helvetiae*, Bâle 53 (1), 422–426.
- Carriol, R.P., Riou, B., 1991. Les Dendrobranchiata (Crustacea, Decapoda) du Callovien de la Voulte-sur-Rhône. *Annales de Paléontologie*, Paris 77 (3), 143–160.
- Conti, M.A., Cresta, S., 1982. Considerazioni stratigrafiche e paleoecologiche sui “livelli a posidonia” (auct.) dell'Umbro-Marchigiano. *Quaderno Paleontologia stratigrafica ed Evoluzioni*, Roma 2, 73–80.
- Dietl, G., von Mundlos, R., 1972. Ökologie und Biostratonomie von *Ophiopinna elegans* (Ophiuroidea) aus dem Unter-callovium von La Voulte (Südfrankreich). *Neue Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, Stuttgart 7, 449–464.
- Ebray, T., 1864. Stratigraphie des terrains jurassiques de l'Ardèche et en particulier des minerais de fer de la Voulte et de Privas. *Bulletin de la Société géologique de France*, Paris 2 (21), 363–382.
- Elmi, S., 1967. Le Lias et le Jurassique moyen de l'Ardèche. *Documents du Laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon* 19 (1–3), 1–845.
- Fischer, J.-C., Riou, B., 1982a. Le plus ancien octopode connu (Cephalopoda, Dibranchiata) : *Proteroctopus ribeti* nov. gen., nov. sp., du Callovien de l'Ardèche (France). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris 295 (II), 277–280.
- Fischer, J.-C., Riou, B., 1982b. Les teuthoïdes (Cephalopoda, Dibranchiata) du Callovien inférieur de la Voulte-sur-Rhône (Ardèche, France). *Annales de Paléontologie*, Paris 68 (4), 295–325.
- Fischer, J.-C., Riou, B., 2002. *Vampyronassa rhodanica* nov. gen. nov. sp., vampyromorphe (Cephalopoda, Coleoidea) du Callovien inférieur de la Voulte-sur-Rhône (Ardèche, France). *Annales de Paléontologie*, Paris 88, 1–17.

- Fournet, J., 1843. Étude sur le terrain jurassique et le minerai de fer de L'Ardèche. Annales de la Société d'Agriculture, des Sciences et de l'Industrie de Lyon, série 1, 6, 16–35.
- Fröhlich, F., Mayrat, A., Riou, B., Secrétan, S., 1992. Structures rétiennes phosphatisées dans l'œil géant de *Dollocaris*, un crustacé fossile. Annales de Paléontologie, Paris 78 (4), 193–203.
- Hess, H., 1960. Neubeschreibung von *Geocoma elegans* (Ophiuroidea) aus dem unteren Callovien von la Voulte-sur-Rhône (Ardèche). Eclogae geologicae helveticae, Bâle 53 (1), 335–385.
- Jefferies, R.P.S., Minton, P., 1965. The mode of life of two Jurassic species of "*Posidonia*" (Bivalvia). Palaeontology, London 8 (1), 156–185.
- Kuhn-Schwyder, E., 1960. Ein Schädelfragment von *Metriorhynchus* aus dem unteren Callovien von la Voulte-sur-Rhône (Ardèche, France). Eclogae geologicae helveticae, Bâle 53 (2), 793–804.
- Ledoux, C., 1868. In: Savy (Ed.), Étude sur les terrains triasique et jurassique et les gisements de minerai de fer du département de l'Ardèche.
- Manni, R., Nicosia, U., Riou, B., 1985. *Rhodanometra lorioli* n. gen. n. sp. and the other Callovian crinoids from la Voulte-sur-Rhône (Ardèche, France). Geologia Romana, Roma 24, 87–100.
- Rolfé, W.D.I., 1985. Form and function in Thylacocephala, Conchyliocarida and Concavicarida (?Crustacea): a problem of interpretation. Transactions of the Royal Society, Edinburgh 76, 391–399.
- Roman, F., 1928. Études sur le Callovien de la vallée du Rhône. Callovien inférieur. 1, Horizon à nodules de crustacés et poissons. Travaux du Laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon 13 (11), 105–115.
- Secrétan, S., 1983. Une nouvelle classe fossile dans la superclasse des Crustacés : Conchyliocarida. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris 296 (II), 741–743.
- Secrétan, S., 1985. Conchyliocarida, a class of fossil crustaceans: relationships to Malacostracea and postulated behaviour. Transactions of the Royal Society, Edinburgh 76, 381–389.
- Secrétan, S., Riou, B., 1983. Un groupe énigmatique de crustacés. Ses représentants du Callovien de la Voulte-sur-Rhône. Annales de Paléontologie, Paris 69 (2), 59–97.
- Secrétan, S., Riou, B., 1986. Les Mysidacés (Crustacea, Pericarida) du Callovien de la Voulte-sur-Rhône. Annales de Paléontologie, Paris 72 (4), 295–323.
- Valette, A., 1928. Note sur les ophiurides du Callovien inférieur de la Voulte (Ardèche). Travaux du Laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon 13 (11), 67–79.
- Van Straelen, V., 1922. Les crustacés décapodes du Callovien de la Voulte-sur-Rhône. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris 175 (21), 982–983.
- Van Straelen, V., 1923a. Les Mysidacés du Callovien de la Voulte-sur-Rhône (Ardèche). Bulletin de la Société géologique de France, Paris 4 (23), 431–439.
- Van Straelen, V., 1923b. Crustacés décapodes macroures nouveaux des terrains secondaires. Annales de la Société royale de zoologie de Belgique, Bruxelles 53, 84–93.
- Wilby, P.R., Briggs, D.E.G., Riou, B., 1996. Mineralization of soft-bodied invertebrates in a Jurassic metalliferous deposit. Geology, Boulder (Colorado, USA) 24 (9), 847–850.